

Entomologische Nachrichten.

Begründet von Dr. F. Katter in Putbus.

Herausgegeben

von Dr. Ferd. Karsch in Berlin.

XIII. Jahrg.

September 1887.

Nr. 18.

Ueber Generationswechsel bei Insecten.

Aus einem Vortrage des Herausgebers.

Die Lebensgeschichte der Thierart fällt gemeinlich mit der Entwicklung eines Individuums derselben Art zusammen. Wenn wir eine Raupe vor uns haben, dieselbe sich alsbald zu einer scheinbar todten Nymphe umwandeln und aus dieser einen munteren Falter entschlüpfen sehen, so sind wir trotz unseres Erstaunens dennoch keinen Augenblick in Zweifel, dass wir in allen drei so auffallend von einander abweichenden Gestalten nur die Entwicklungsstadien eines und desselben Individuums zu beobachten das Vergnügen hatten — Entwicklungsstadien, welche sich bei allen Individuen derselben Art in genau derselben Weise wiederholen. Aber ungeachtet dieses Thatbestandes, den zu bestätigen uns jede Thierart Gelegenheit zu geben scheint, erleidet dieses sich uns aufdrängende Gesetz der Natur, dass die Lebensgeschichte einer jeden Thierart mit der eines jeden Individuums derselben Art sich decke, seine bestimmten Ausnahmen. Und diese wenigen Ausnahmefälle gehören zu den interessantesten, zugleich aber auch schwierigsten Problemen der Biologie. In solchen Fällen geht allemal die Lebensgeschichte der Art über die des Individuums hinaus und es ist uns eine Art der Entwicklung gegeben, welche im Gegensatze zu der normalen Entwicklungsweise, der Hypogenese, als Metagenese oder Generationswechsel bezeichnet wird.

Das vielleicht bekannteste Beispiel dieser Entwicklungsweise ist der vom Dichter Chamisso entdeckte Generationswechsel der Salpen, jener freischwimmenden Mantelthiere, deren tonnen- oder walzenförmiger Körper von glashellem durchsichtigen Parenchym, mit endständigen, einander gegenüberliegenden Mantelöffnungen ausgestattet, an der Meeresoberfläche dahintreibt. Die stets geschlechtslose solitäre Salpe entwickelt aus ihrer Körperwandung einen Keimstock, aus

welchem durch Knospung zahlreiche zu einer Kette vereinigte Zwitterindividuen hervorsprossen, deren jedes auf geschlechtlichem Wege wiederum eine geschlechtslose solitäre Salpe erzeugt. In diesem Falle ist also der Generationswechsel ein einfacher. Bei den verwandtesten Dolioliden dagegen stellt er sich als complicirt, mit einer Metamorphose verbunden dar und kommt so formell der merkwürdigen Entwicklung der Saugwürmer, der Distomeen, nahe, jener zwitterhaften parasitischen Plattwürmer von ungegliedertem, meist blattförmigem Körper und bauchständigem Haftorgan, deren Entwicklung genau bekannt ist und in der Regel in folgender Weise vor sich geht. Die an feuchte Orte oder in das Wasser gelangten kleinen Eier entwickeln bewimperte oder nackte Embryonen, welche sich selbständig ein Wirthsthier, zumeist eine Schnecke suchen, in deren Innern sie zu Keimschläuchen (Redien) auswachsen, aus deren Inhalt durch Keimkörner oder Sporen die geschwänzten Cercarien hervorgehen, die bis auf den Mangel der Geschlechtsorgane den ausgebildeten Distomeen schon sehr ähnlich sind. In diesem Larvenzustande nun verlässt die Brut das Wohnthier und frei im Wasser schwimmend sucht jede Larve ein neues Wirthsthier auf, in dessen Leibe sie sich encystirt und so gelangt sie auf passivem Wege durch das Fleisch des Wirthes gelegentlich in den Magen eines anderen Thieres und aus diesem in ein bestimmtes Organ, den Darm oder die Harnblase, in welchem sie nun endlich, von der Cyste befreit, zum geschlechtsreifen Thiere wird.

Die hier skizzirten eigenthümlichen Entwicklungsvorgänge sind lange schon kein Geheimniss mehr. Dagegen blieben analoge Vorgänge in der Welt der Insecten bis in die letzten Jahre trotz eifrigsten Forschens in tiefstes Dunkel gehüllt und ist die mehr oder minder vollständige Klärung der wegen der Kleinheit der Objecte sehr schwierig zu beobachtenden Verhältnisse zum Theil eine Errungenschaft der allerneuesten Zeitepoche.

Während die Entwicklung aller bisher bekannt gewordenen, freilebenden und zooparasitischen Insecten in der auch den übrigen Gliederfüßlern eigenthümlichen Weise durch epimorphe, anamorphe oder metamorphe Hypogenesis vor sich geht: wurde eine mit Metagenesis oder Generationswechsel verbundene Entwicklung bisher nur für phytoparasitische Insecten nachgewiesen, für echte Cecidozoon, welche das Wachsthum der Pflanze alteriren und dieselbe zu ihr sonst fremden Bildungen, den Zooecidien, veranlassen.

Dieselben gehören zwei verschiedenen Ordnungen, den Hemipteren und den Hymenopteren an und auch hier sind wiederum beide Formen, der einfache und der complicirte Generationswechsel vertreten. Den complicirten Generationswechsel stellt die Entwicklung der gallenbildenden Aphiden oder Blattläuse, den einfachen die der gallenbildenden Diplolepiden oder Gallenwespen dar.

Bei den Blattläusen entwickelt sich von dem Ei ausgehend zuerst die gallenerzeugende ovipare Frühjahrs Mutter als die Stammutter aller folgenden Generationen. Diese bestehen zunächst aus einer ungeflügelten Form, welche nach zahlreichen Häutungen im Juni desselben Jahres Flügel erhält und alsdann die Galle verlässt; in diesem Zustande bringt sie auf ungeschlechtlichem Wege durch Eierablage eine zweite ungeflügelte Generation in verhältnissmässig geringer Individuenzahl zur Welt. Man hat diese Form lange Zeit für identisch mit der Stammutter gehalten und da man ihre Lebensweise nicht erforschen konnte, geglaubt, sie überwintere; aber die Stufenreihe der Generationen ist mit ihr noch keineswegs erschöpft. Vielmehr treten im August und September wiederum geflügelte Thiere auf, welche ohne Gallenbildung zum ersten Male in der Kette der Entwicklungsformen geschlechtlich getrennte ungeflügelte und gleichfalls gallenlose Junge parthenogenetisch erzeugen, deren Weibchen das überwinternde Ei der gallenbildenden Frühjahrs Mutter tragen.

Der complicirte Generationswechsel der Blattläuse zeigt also in der Mitte der Kette eine Lücke, deren Ausfüllung zur Zeit noch hypothetisch ist, wenngleich man sie füglich als eine blosse Frage der Zeit betrachten kann.

Weit einfacher und klarer gestaltet sich dagegen die Metagenesis der Gallenwespen, welche als ein durch exacte Methoden erwiesenes Factum und deren Entdeckung als eine der interessantesten und wichtigsten biologischen Er-rungenschaften der letzten Jahre dasteht.

Da dem Erweise des einfachen Generationswechsels der Diplolepiden grosse Schwierigkeiten im Wege stehen, insofern derselbe nur durch langjährige und unermüdliche Experimente und sorgfältigste Beobachtungen geführt werden konnte, so haben die Darstellungen der bis zur endlichen Lösung völlig räthselhaften Erscheinungen überhaupt ihre eigene Geschichte, die nicht ohne Interesse ist.

Der Hymenopterologe Hartig war der erste, dem das Missverhältniss in der Individuenzahl der Geschlechter Gallen-

bewohnender Diplolepiden auffiel, indem er bald niemals Männchen, bald unter hunderten von Stücken einer Art nur ein einziges Männchen aus seinen Zuchten erhielt — und er half sich über alle sich ihm aufdrängenden hypothetischen Schwierigkeiten durch die Annahme einer Parthenogenesis hinweg, deren Beweis er freilich schuldig blieb. Der auch um die Kenntniss der nordamerikanischen Gallwespen verdiente Dipterologe Osten-Sacken glaubte, weil er durch Zucht aus gewissen Eichengallen stets nur Weibchen, aus anderen stets nur Männchen erhielt, sich zu der Annahme berechtigt, dass jedes der beiden Geschlechter einer abweichenden Gallenform sein Dasein verdanke und das Experiment daher nur die Aufgabe habe, die zusammengehörigen Geschlechter zu ermitteln. Der nordamerikanische Entomolog Walsh kam wieder zu anderen Schlüssen. Er fand, dass sehr verschieden gebaute Gallwespen auf den von ihnen bewohnten Eichbäumen fast zum Verwechseln ähnliche Gallen erzeugten und dass die eine Form dieser Wespen auch im männlichen Geschlechte vertreten sei, die andere aber nicht. Er nahm in diesem Dilemma zum Glauben an einen auf das weibliche Geschlecht beschränkten Dimorphismus seine Zuflucht, wie solcher auch bei anderen Insecten thatsächlich nachgewiesen wurde; so von Wallace für einen Falter, *Papilio Memnon*, so von Fritz Müller in neuester Zeit für eine brasilianische Fliege, *Paltostoma torrentium*; — eine Auffassung, welche den wahren Sachverhalt indess noch nicht ahnen liess. Diesen hat erst Bassett, ein anderer nordamerikanischer Entomologe, hypothetisch erkannt, indem er die Behauptung aufstellte, dass es Gallwespen gäbe, die zwei Generationen im Jahre lieferten, deren eine nur im weiblichen Geschlechte vertreten sei — eine überraschend richtige Auffassung mangelhaft beobachteter Erscheinungen, deren Verknüpfung auf experimentellem Wege vor kurzem einem deutschen Gelehrten, Adler, gelang.

Beim Ausgange des Winters, Ende März und Anfang April, sieht man kleine weibliche Gallwespen mit ungestielltem Hinterleibe an den kahlen Zweigen der Eichen mit den Fühlern emsig tastend umherkriechen. Die kleinen Wesen sind zierlichen Blattgallen entschlüpft, die im vergangenen Herbste zu hundert und darüber oft an einem Blatte der Eiche sich fanden, reiften, zu Boden fielen und unter der Einwirkung der Boden-Feuchtigkeit stark aufquollen. Ihre Bewohner aber suchen, aus der Gefangenschaft befreit, nach einer passenden, womöglich langgestreckten

und mit lockeren Deckschuppen umgebenen Axillar- oder Terminalknospe und wenn sie eine solche gefunden haben, so setzen sie sich auf die Spitze derselben und treiben von oben her ihren Legestachel unter eine der äusseren Deckschuppen, von denen die Knospe ringsum fest umschlossen ist. Das abwechselnde Heben und Senken des Hinterleibes bekundet die Grösse des Widerstandes, den die Wespe bei dieser Arbeit zu überwinden hat. Sobald dem Stachel dieses Werk gelungen, dringt er gegen die Basis der Knospe hinab und gelangt auf diesem Umwege in ihr Inneres, zu welchem Behufe der von Natur an seiner Spitze etwas gekrümmte, fest chitinisirte, körperlange Stachel eine zu der ersten etwa im rechten Winkel stehende Richtung erhalten muss. Nach etwa zwanzig Minuten und einem erheblichen Aufwande von Kraft gelingt es dem Thierchen, sein mit einem langen Stiele versehenes Ei in die Knospe abzusetzen. Will man zum Zwecke der Untersuchung das Object in dieser Stellung, aus der es sich oftmals nicht mehr zu befreien vermag, fixiren, so taucht man es in Aether oder Chloroform.

Bedenkt man nun, dass die Gallen der Eichen, aus denen die im März ihre Eier zum Zwecke neuer Gallenbildung absetzende Wespe entschlüpfte, erst im Juli sich zu entwickeln beginnen, so drängt sich die Frage auf, was in dieser langen Zeit von drei Monaten aus dem Ei geworden sei? Ist es doch schon unbegreiflich, dass eine einzige kleine Axillar-Knospe, die selbst mehrere Blattanlagen enthält, hunderte von Eiern bergen sollte, in welcher Zahl sich thatsächlich die Gallen, aus denen das in Rede stehende Insect hervorging, an den Blättern einer Knospe oft entwickeln. Das Experiment allein ist im Stande, über das räthselhafte Factum Aufklärung zu geben.

Schon acht bis zehn Tage, nachdem das Ei gelegt ist, geräth der Embryo in eine rotirende Bewegung (welche indessen nicht, wie bei den Schnecken-Embryonen, durch Flimmerhaare bewirkt wird, sondern vermittelst abwechselnder Contractionen langer, spindelförmiger, contractiler, von der Hypodermis ausgehender Zellen); — in dieser rotirenden Bewegung verharret der Embryo bis zum Ausschlüpfen aus dem Ei und dieses findet Statt, sobald die Knospen beim Eintritt der ersten warmen Tage durch frischen Säftestrom anzuschwellen und zu treiben beginnen. Ist die junge Larve im Stande, die zarte Blattsubstanz zu erreichen, so bewirkt sie durch den Reiz ihrer Kiefer die in einer rapiden Zellwucherung bestehende, erste Anlage der späteren, sie

wie eine schützende Hülle ganz umschliessenden Galle. Ob zur Ausbildung dieses Productes ausser dem genannten Reize der Larve noch ein zweiter, ein fermentartig wirkendes Sekret der grossen Speicheldrüsen hinzutritt, hat noch nicht festgestellt werden können. Gewiss aber ist, dass die sich nun entwickelnden Gallen von denjenigen vollständig abweichen, aus denen das Mutterthier entschlüpfte und das aus denselben statt eines mit einem ungestielten Hinterleibe versehenen agamen Mutterthieres eine in beiden Geschlechtern vertretene, mit einem gestielten Hinterleibe versehene Gallwespe hervorgeht, welche schon im Juni den Gallen entschlüpft, der Natur ihres Legestachels zufolge aber selbst gar nicht im Stande ist, eine Knospe wiederum anzustechen, da ihr Stachel mit einer schnabelförmig nach abwärts gebogenen Endspitze versehen und von ungemeiner Zartheit ist. Das Weibchen dieser nicht agamen Gallwespe sucht vielmehr nach der Copulation ein junges, noch nicht ausgewachsenes Blatt, sägt mit seinem Stachel die Epidermis ein, wodurch ein verfärbter, gelblich-brauner Punktfleck entsteht, setzt ein Eichen darunter ab und wiederholt dieses Manöver auf demselben Blatte oder auf anderen, je nach Maassgabe seiner Fähigkeit. Aus den so gelegten Eiern, über denen die kleine Blattverwundung alsbald vernarbt, entschlüpft nach etwa vierzehn Tagen die Larve, welche sogleich durch ihre nagende Thätigkeit die Bildung derjenigen Galle einleitet, die, im Baue durchaus verschieden von der Galle der Eltern, wiederum die mit ungestieltem Hinterleibe versehene Generation, welcher das Männchen mangelt, hervorbringt und so den Cyclus einer agamen Wintergeneration und einer doppelgeschlechtigen Sommergeneration — zum Abschluss bringt.

Nachdem einmal durch Adler der Anstoss zu biologischen Experimenten dieser Art gegeben war, wurde in kurzer Zeit der von ihm zuerst zur Evidenz nachgewiesene einfache Generationswechsel der Eichengallwespen, in welcher jedesmal eine agame mit einer geschlechtlichen Generation alternirt, für eine grosse Anzahl von Formen — gegenwärtig sind es über zwanzig, die man bis dahin für besondere Arten hielt — nachgewiesen, und es hat sich dabei herausgestellt, dass die Mehrzahl der bereits geprüften Arten den Generationscyclus innerhalb eines einzigen Jahres vollenden, etwa ein Fünftel der Arten aber volle vier Jahre zu ihrer vollen Entwicklung nöthig haben, von denen jede Generation die Hälfte für sich in Anspruch nimmt.

Bevor man von dieser Entwicklungsweise der Eichen-gallwespen eine Ahnung hatte, lag es nahe, die Reihe ihrer Formen mit ungestieltem Hinterleibe, die nur im weiblichen Geschlechte auftritt (Neuroterus), und die andere in beiden Geschlechtern beobachtete mit gestieltem Abdomen (Spathogaster) — die jetzt als zu einem Generationscyclus gehörig erkannt sind, zu besonderen Gattungen zu erheben und unmöglich konnte man eine nur im weiblichen Geschlechte vorkommende, stets ungeflügelte Form (Biorrhiza) mit einer in beiden Geschlechtern geflügelten generisch beisammen lassen, bevor die biologischen Untersuchungen den biogenetischen Zusammenhang beider Formen, ihre Zusammengehörigkeit zu einer und derselben Species, erwiesen hatten; — und die bezeichneten Verschiedenheiten haben gerade die schärfsten systematischen Köpfe zu dem gewissermassen nothwendigen Irrthume geführt.

Bestimmungstabellen von Insecten-Larven.

Von Dr. F. Karsch.

II. *Dermestes*. ¹⁾

Erichson ²⁾ hat bereits eine Charakteristik der Larven der abgeschlossenen Gruppe der Dermestini gegeben und die hervorragendsten Unterschiede der Dermestes-Larven von denen der Gattungen Attagenus, Anthrenus, Trogoderma, Tiresias und Trinodes dargelegt. Nach ihm ist pg. 422 bei der Larve von Dermestes: „Der letzte Hinterleibsring mit einem Paare Hornhaken bewaffnet; der After als Nachschieber vortretend. Der Körper mit langen abstehenden Haaren reichlich besetzt, welche unter starker Vergrößerung sich fein behaart zeigen.“ Da den Larven der übrigen obengenannten Gattungen der Hornhaken am letzten Hinterleibsringe fehlt, so gab schon der Besitz dieses einen plastischen Charakters für die wenigen, Erichson bekannt gewesenen Dermestes-Larven ein praktisches, leicht erkennbares generisches Merkmal ab, welches aber nunmehr in Wegfall kommt, nachdem Rosenhauer zwei dieser Hornhaken entbehrende Dermestes-Larven, D. la-

¹⁾ I. Silpha und Genossen. Siehe Entomologische Nachrichten, 10. Jahrg., 1884, Nr. 15, pg. 221—229.

²⁾ Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. 1. Abth. 3. Band 1848, pg. 421—423.